УДК 594.1

Л. Н. Янович, А. П. Стадниченко

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ЦИКЛЫ ПЕРЛОВИЦЕВЫХ ЦЕНТРАЛЬНОГО ПОЛЕСЬЯ

Репродуктивні цикли перлівцевих Центрального Полісся. Янович Л. Н., Стадніченко А. П. — З допомогою гістологічних методів дослідження вивчались репродуктивні цикли *Unio tumidus falcatulus* та *Colletopterum ponderosum rumanicum* на Центральному (Житомирському) Поліссі. Встановлено строки настання статевої зрілості та вік, в якому найбільш інтенсивно здійснюється розмноження. Встановлено стадії зрілості гонад, їх особливості та календарні строки. У *Colletopterum* виявлено 3 фази розмноження — 2 осінні й весняна. У *Unio* спостерігається 3 яйцекладки та 4 фази розмноження (весняно-літні), що підтверджує порціонність розмноження цих тварин.
К л ю ч о в і   с л о в а: репродуктивні цикли, *Unio tumidus falcatulus, Colletopterum ponderosum rumanicum*, гістологічні методи, Центральне Полісся.

Reproductive Cycles of Unio tumidus falcatulus and Colletopterum ponderosum rumanicum of Central Polessie. Yanovich L. N., Stadnichenko A. P. — Reproductive cycles of *Unio tumidus falcatulus* and *Colletopterum ponderosum rumanicum* in the Central (Zhitomir) Polessie were studied using histological methods of investigation. Terms of puberty and the age of most intensive reproduction were established. Stages of gonads maturity, their peculiarities and calendar terms have been determined. Three reproduction phases (2 autumn and 1 spring phases) were revealed in *Colletopterum*. Three ovipositions and 4 (spring-summer) reproduction phases are observed in *Unio* that confirms portional maturation and laying of sex products in these animals.
K e y   w o r d s: reproductive cycles, *Unio tumidus falcatulus, Colletopterum ponderosum rumanicum*, histologic methods, Central Polessie.

Исследования репродуктивных циклов перловицевых, проводившиеся ранее на территории Украины, немногочисленны и фрагментарны (Иванчик, 1967—1970). К тому же за последнее десятилетие систематика этой группы радикально пересмотрена (Старобогатов, 1977), и потому из более старых работ неясно, с какими именно видами имел дело упомянутый автор. Непрерывные наблюдения за состоянием гонад этих животных на всех стадиях их репродуктивного цикла не проводились. В то же время эти данные необходимы для правильного понимания всех процессов, протекающих в водных экосистемах, обычными компонентами которых и являются перловицевые. В Центральном Полесье репродуктивные циклы перловицевых ранее вообще не исследовались.

М а т е р и а л: 366 экз. перловицы серповидной (*Unio tumidus falcatulus* D r o u e t, 1881) и 416 экз. коллетоптерума сосковидного (*Colletopterum ponderosum rumanicum* B o u r g u i g n a t, 1880) из р. Гуйва (х. Довжик Житомирской обл.), собранных с июля 1992 по август 1994 гг. В осенне-зимний период животных содержали в садках. Пол определяли на гистопрепаратах тканей гонад. Гонады фиксировали смесью ФСУ (формалин 40%-ный — 9, спирт 96° — 3 и уксусная кислота — 1 часть). Срезы окрашивали гематоксилином Гайденгайна-эозином. Стадии зрелости гонад определяли по шкале, предложенной А. А. Львовой и Г. В. Макаровой (1990).

Результаты исследований. Поскольку репродуктивные циклы *Colletopterum* и *Unio* не синхронны, рассматриваем их по отдельности.

Colletopterum ponderosum rumanicum. В условиях Центрального (Житомирского) Полесья сформированные половые железы отмечаются у этих моллюсков, начиная с 2-летнего возраста и крайне редко — у однолеток. К размножению же они, как правило, приступают в 2—3-летнем возрасте (рис. 1). У нерестящихся двухлеток марсупиальные сумки нередко лишь на 2/3 заполнены половыми продуктами. Индивидуальная плодовитость самок с возрастом увеличивается. Так, если у двухлеток на каждый ацинус половой железы приходится в среднем 8,6 яйцеклеток, то у пятилеток их на 17% больше (до 10 экз.).

Изучение гистосрезов свидетельствует о том, что I стадия зрелости гонад (начало гаметогенеза) у коллетоптерума продолжается со II декады марта до I декады апреля. В это время в ацинусах гонад у самок преобладают

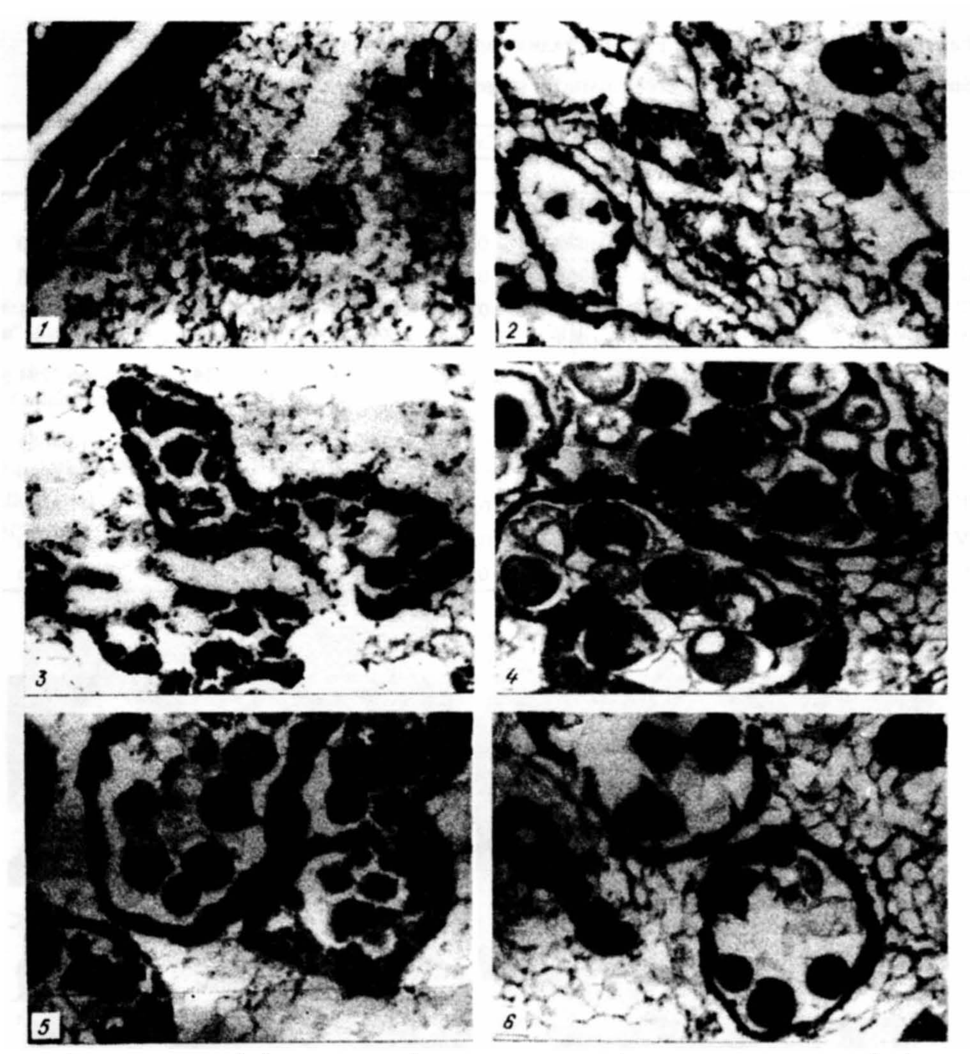


Рис. 1. Гонады самки *Colletopterum ponderosum rumanicum*: *1* — однолетняя особь; *2—6* — стадии зрелости гонад (*2—5* — I—IV, *6* — нулевая) (х 14).

Fig. 1. Female gonads of *Colletopterum ponderosum rumanicum*: *1* — one-year individual; *2—6* — stages of gonad maturity (*2—5* — I—IV, *6* — zero) (x 14).

оогонии, изредка — мелкие ооциты, а у самцов — сперматогонии и сперматоциты (рис. 1, 2). Просветы ацинусов свободны и только к концу этой стадии они заполняются эпителиальными клетками, а стенки ацинусов заметно утолщаются. Активный гаметогенез (II стадия) выявляется с начала I и до конца II декады апреля, а у некоторых особей — гораздо позже (до конца июня). В ацинусах самок весьма многочисленны ооциты, прилегающие широким основанием к их стенкам. Просветы ацинусов более или менее свободны. В ацинусах самцов в этот период обнаруживаются клетки, пребывающие на разных стадиях сперматогенеза. Лишь изредка выявляется небольшое количество зрелых сперматозоидов. Для III стадии (переднерестовой) характерны сильно увеличенные, лишенные просветов ацинусы, плотно прилегающие друг к другу. Они заполнены ооцитами, достигшими к этому времени своих максимальных размеров (таблица). Стеки ацинусов настолько истончены, что различаются с трудом. Ооциты прикреплены к ним с помощью "ножек". В гонадах самцов преобладают в этот период

Размеры яйцеклеток (мм) на разных стадиях зрелости гонад перловицевых

Sizes of egg cells (mm) at different maturity stages of gonads in Colletopterum and Unio

Стадии зрелости гонад	n	Статистические показатели			
		lim	x̄ ± mx̄	σ	V
			C. ponderosum rumanicum		
I	39	0,0714 — 0,3670	0,1922 ± 0,0164	0,1025	53,3299
II	79	0,0714 — 0,4998	0,2648 ± 0,0126	0,1118	42,2205
III	69	0,1428 — 0,9282	0,4077 ± 0,0185	0,1539	37,7601
IV	29	0,1428 — 0,4998	0,3028 ± 0,0032	0,0173	5,7133
0	89	0,0714 — 0,4284	0,2174 ± 0,0152	0,1442	66,3294
			U. tumidus falcatulus		
I	59	0,0714 — 0,4284	0,1864 ± 0,0032	0,0249	13,3584
II	91	0,0714 — 0,5712	0,2071 ± 0,0125	0,1192	57,5600
III	53	0,0714 — 0,7140	0,3974 ± 0,0227	0,1655	41,6457
IV	93	0,0714 — 0,8568	0,3724 ± 0,0226	0,2182	58,5660
0	77	0,0714 — 0,6426	0,2884 + 0,0154	0,1353	46,9140

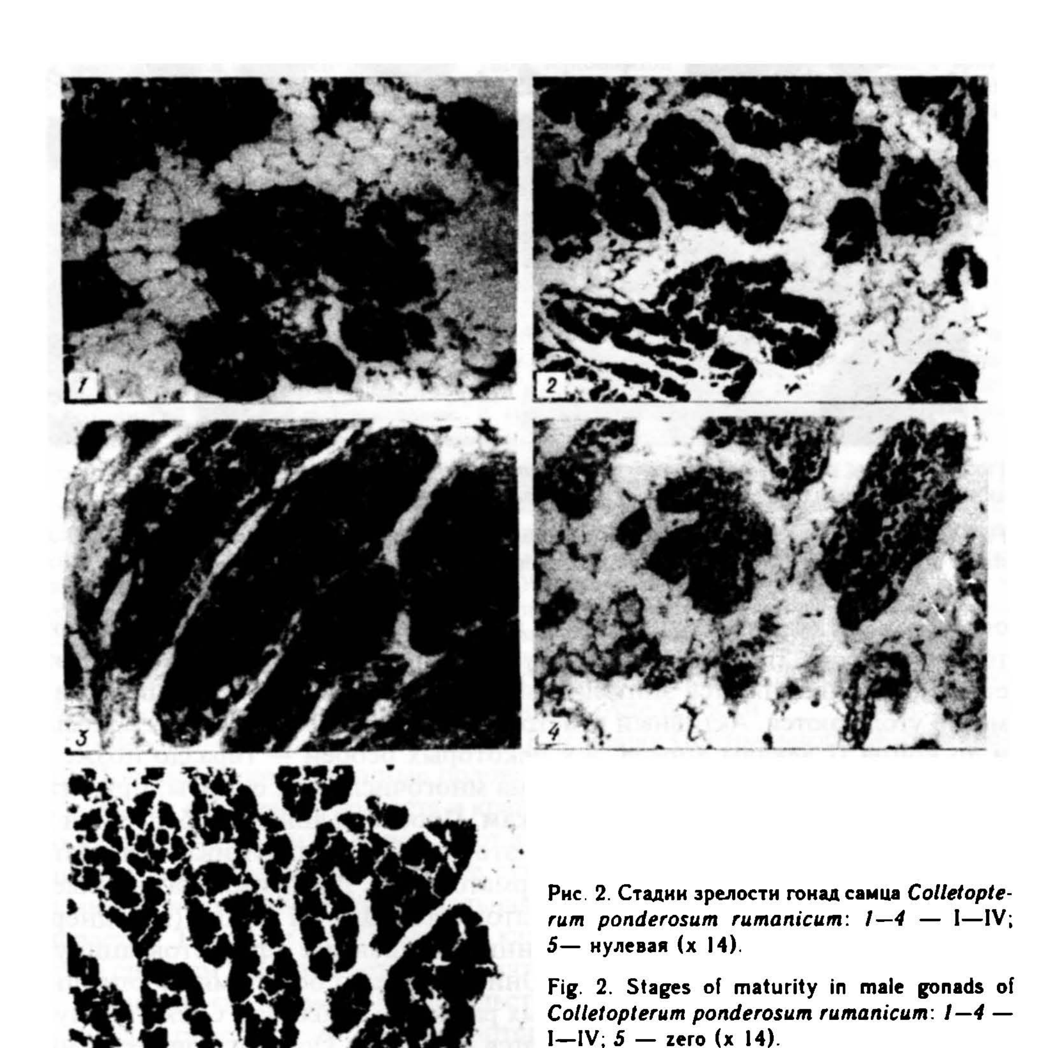


Рис. 2. Стадии зрелости гонад самца *Colletopterum ponderosum rumanicum*: *1—4* — I—IV; *5*— нулевая (x 14).

Fig. 2. Stages of maturity in male gonads of *Colletopterum ponderosum rumanicum*: *1—4* — I—IV; *5* — zero (x 14).

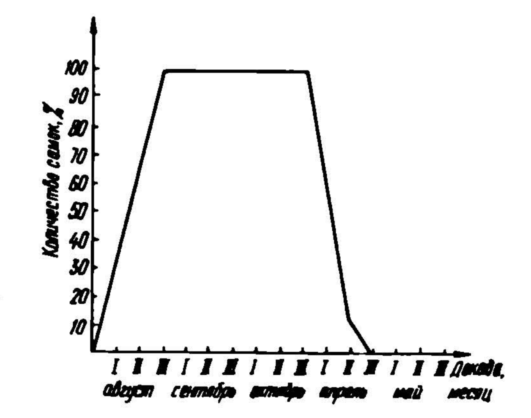


Рис. 3. Сезонная динамика жеберной "беременности" *Colletopterum ponderosum rumanicum*.

Fig. 3. Seasonal dynamics of branchial "pregnancy" of *Colletopterum ponderosum rumanicum*.

зрелые сперматозоиды, ориентированные хвостовыми частями к центру ацинусов. Эта стадия регистрируется с конца II декады апреля до средины августа.

Рис. 4. Гонады самки *Unio tumidus falcatulus*: *1* — однолетняя особь; *2–6* — стадии зрелости гонад (*2–5* — I—IV; *6* — нулевая) (х 14).

Fig. 4. Female gonads of *Unio tumidus falcatulus*: *1* — one-year individual; *2–6* — maturity stages of gonads (2—5 — I—IV, *6* — zero) (x 14).

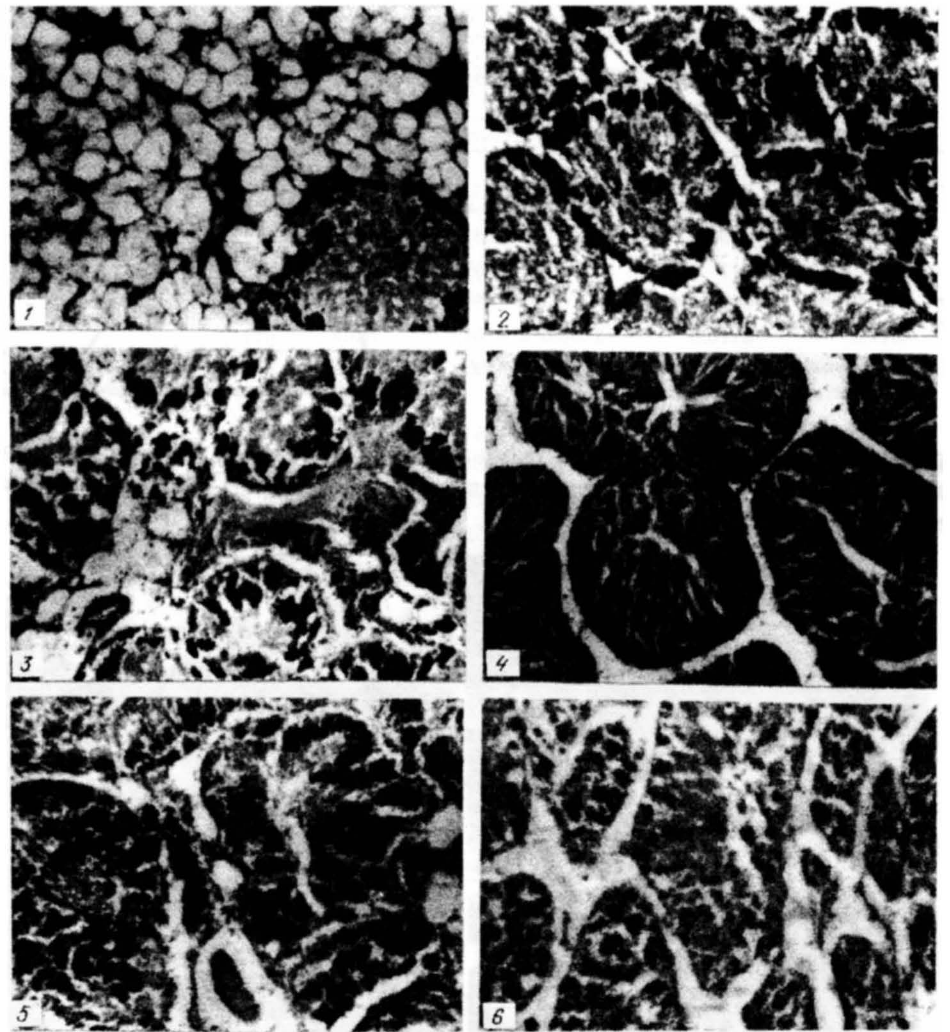


Рис. 5. Гонады самца *Unio tumidus falcatulus*: *1* — однолетняя особь; *2–6* — стадии зрелости гонад (*2–5* — I–IV; *6* — нулевая) (х 14).

Fig. 5. Male gonads of *Unio tumidus falcatulus*: *1* — one year individual; *2–6* — maturity stages of gonads (*2–5* — I - IV, *6* — zero) (x 14).

Первые размножающиеся особи появляются в начале II декады августа (рис. 3). В популяциях постепенно возрастает число самок с жаберной "беременностью" и с эмбрионами на ранних стадиях развития. К концу августа — началу I декады сентября жаберная "беременность" наблюдается у 100% самок, вздувшиеся внешние полужабры имеют желтую окраску, характерную для зрелых половых продуктов. В это же время выявляется IV (нерестовая) стадия зрелости гонад. В сентябре в марсупиях локализованы эмбрионы, находящиеся на стадии закладки провизорной раковины, или же сформированные аберрантные личинки — глохидии. С октября по апрель марсупии обычно заполнены инвазионными глохидиями, вымет которых длится весь апрель. Нулевая (посленерестовая) стадия зрелости гонад продолжается с I декады сентября до II декады марта. Ацинусы за это время почти полностью опустошаются. Лишь иногда в них встречаются немногочисленные генеративные клетки на разных стадиях дегенерации. В полостях ацинусов выявляются скопления фагоцитов, резорбирующих продукты распада яйцеклеток и

сперматозоидов. Стенки ацинусов спадаются, становясь складчатыми.

Следовательно, в Центральном Полесье поступление яиц в марсупии коллетоптерума происходит с начала II декады августа до начала I декады сентября. В других ландшафтно-климатических зонах Украины эта феноданта приходится на иные сроки. Так, в водоемах Покутско-Буковинских Карпат у беззубок выведение половых продуктов в жабры, по Г. С. Иванчику (1970), наблюдается со II половины сентября и до конца октября, а выброс глохидиев завершается в мае — июне. Это связано, безусловно, с действием температурного фактора, который, как известно, определяет и время наступления половой зрелости у перловицевых. В водоемах горной зоны Карпат Anodontinae достигают половозрелости в более позднем возрасте — в 3—4 года (Иванчик, 1967, 1968).

Unio tumidus falcatulus. Сформированные половые железы у нее выявляются преимущественно на 2-м, реже — в конце 1-го года жизни (рис. 4, 5). Однако к размножению эти моллюски приступают в основном с 3-летнего возраста. Созревание половых продуктов и нерест происходят в теплую пору года и продолжаются 4 месяца.

Первая стадия зрелости гонад тянется всего лишь около 2 недель — с начала I и до конца II декады марта, вторая — с III декады марта до I декады апреля, третья — охватывает I декаду апреля, а со II декады апреля и до II декады июля моллюски находятся на четвертой (нерестовой) стадии (рис. 4, 5). Именно на этой стадии в ацинусах самок обнаруживаются яйца, достигшие своих максимальных размеров (таблица).

Первые особи с жаберной "беременностью" появляются в начале апреля (рис. 6), а к его средине количество их увеличивается, достигая 80% общего числа самок в популяции. В марсупиях содержатся эмбрионы первых кладок. Резкое уменьшение (до 60%) числа самок с жаберной "беременностью", зарегистрированное нами в гуйвинской популяции в III декаде апреля, свидетельствует о массовом выбросе глохидиев. Начиная с конца апреля, количество "беременных" самок снова постепенно, но неуклонно возрастает, достигая к середине июня 100%. В это время у части самок марсупии освобождаются от глохидиев первых кладок и заполняются новой порцией яиц (вторая кладка). С середины июня начинается второй выход глохидиев как запоздавших первых, так и вторых кладок. Теперь самки, выбросившие глохидиев, становятся преобладающей категорией в популяции, составляя до 65% общего их числа. В середине июля у небольшого числа самок регистрируется новый пик откладки яиц в марсупиальные сумки. Эти кладки являются неполноценными, поскольку марсупии в этом случае только частично заполняются глохидиями. В первых числах августа "беременные" особи в популяции уже не встречаются. В течение всего периода гонады находятся на четвертой (нерестовой) стадии. Таким же растянутым оказывается и

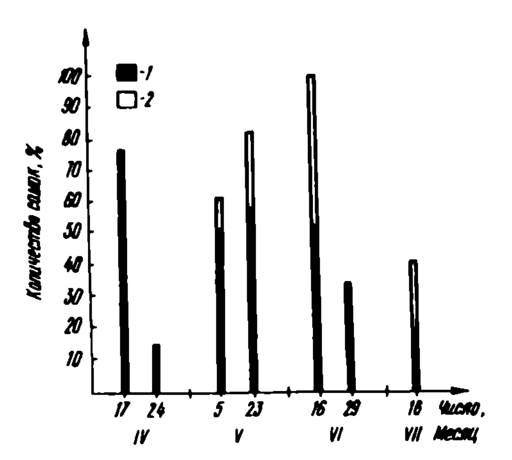


Рис. 6. Количество "беременных" самок в популяции *Unio tumidus* и стадии развития глохидиев в жабрах: *1* — стадии формирования зародыша; *2* — стадии дифференциации органов глохидия.

Fig. 6. The number of "pregnant" females in the population of *Unio tumidis* and stages of glochidia development in gills: *1* — stages of nucleusformation; *2* — stages of glochidium organs differentiation.

период размножения у самцов. Посленерестовая (нулевая) стадия зрелости гонад отмечается у этих моллюсков с конца июля и до I декады марта.

Обсуждение. Анализ литературных данных (Жадин, 1938; Властов, 1962; Иванчик, 1970; Антонова, 1991 и др.) и результаты наших исследований свидетельствуют о том, что начало, конец размножения, его интенсивность, как и протекание стадий зрелости гонад у *Unio* определяются в значительной мере особенностями температурного режима мест их обитания. В водоемах Восточной Европы продолжительность периода размножения этих моллюсков составляет обычно 2,5—4 мес. Такую его растянутость мы, как и ряд других авторов (Властов, 1962; Асташкина, 1965; Антонова, 1991), связываем с порционностью яйцекладки, характерной для этих животных. Результаты измерения половых клеток на разных стадиях зрелости гонад (таблица) подтверждают, что для *Unio* характерен асинхронный тип гаметогенеза. Действительно, на каждой из этих стадий наблюдаются ооциты наименьших размеров ("молодые"), способные к росту и образованию новой порции зрелых генеративных клеток.

Наличие в онтогенезе перловиц периода паразитирования на рыбах и связанная с этим массовая гибель личинок, которые не попадают на своих хозяев и погибают, требует максимальной продуктивности гонад. Для животных с паразитической стадией развития справедлив закон большого числа яиц. Порционность размножения как раз и отвечает этому требованию. Она позволяет этим животным при благоприятных климатических условиях максимально увеличить свою плодовитость.

Сравнение циклов размножения перловицевых подсемейства Unioninae и Anodontinae (рис. 7) свидетельствует о том, что у последних он более совершенен, что подчеркивается и другими исследователями (Жадин, 1938; Антонова, 1991). У Anodontinae откладка яиц в марсупиальные карманы жабер происходит в конце лета — начале осени, а это значит, что для созревания половых продуктов и оплодотворения максимально используются теплые сезоны года. Их зимующие глохидии (длинный период вынашивания) также имеют больше теплых дней для развития. При большей сумме эффективных температур созревание глохидиев осуществляется в более сжатые сроки. Так, в дельте Волги у *Colletopterum* откладка яиц в жабры происходит с начала августа, а первые глохидии обнаруживаются уже к концу этого месяца. На

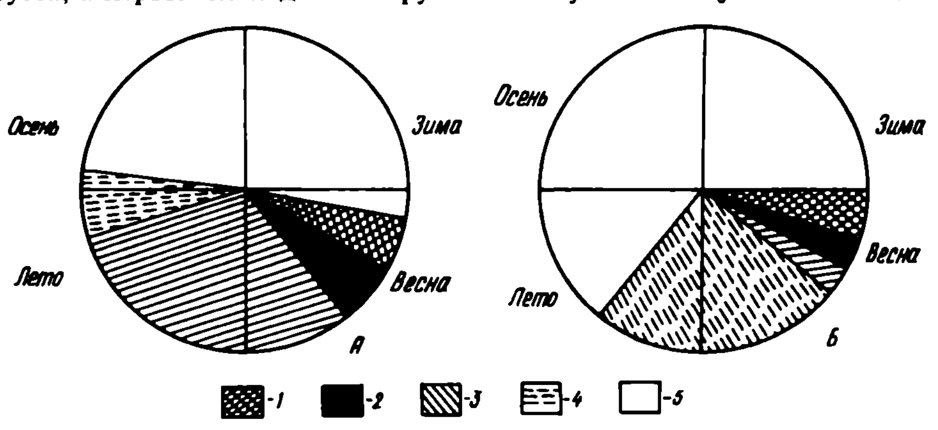


Рис. 7. Стадии зрелости гонад моллюсков (*А* — *Colletopterum*; *Б* — *Unio*): *1* — I; *2* — II; *3* — III; *4* — IV; *5* — 0.

Fig. 7. Maturity stages of mollusc gonads (*A* — *Colletopterum*; *Б* — *Unio*): *1* — I; *2* — II; *3* — III; *4* — IV; *5* — 0.

Центральном же Полесье, где значительно холоднее, заполнение марсупиев яйцами начинается со II декады августа, а сформированные глохидии появляются, как правило, не ранее октября. Следовательно, продолжительность формирования глохидиев здесь на 2 недели дольше.

У *Unio* процессы гаметогенеза начинаются ранней весной и поэтому в большей мере зависят от изменения температурных условий среды. На Центральном Полесье ооциты *U. tumidus* достигают дефинитивных размеров в начале апреля. Интересно, что у полесских особей окончательные размеры ооцитов в 2–2,4 раза больше, чем у прибалтийских (Синявичене, 1988). Период жаберной "беременности" у *Unio* также весьма ограничен во времени (короткий летний период вынашивания). Ювенильные моллюски, завершив паразитическую стадию развития, выпадают из гнойных капсул рыб еще в теплые летние месяцы. Это немаловажно, так как чем продолжительнее период, благоприятный для роста молоди, тем больше шансов у нее выжить. Поэтому первые, решающие кладки, приходятся на самое начало теплого периода года. Это подтверждается и тем, что у *U. tumidus* на Центральном Полесье, где осень более ранняя, чем в дельте Волги, размножение отмечается на месяц раньше и на месяц раньше заканчивается. Оказалось, что сроки начала размножения *U. tumidus* на Полесье, в Карпатах и в Европейской части России подтверждают биоклиматический закон Хопкинса, согласно которому фенодаты одного и того же биологического явления запаздывают весной в направлении к северу и востоку на 3 сут на каждый градус широты и на каждые 100 м высоты. Так, на Центральном Полесье начало размножения у *U. tumidus* приходится на первую половину II декады апреля, а в верховье Волги (Московская обл.), в ее дельте (Астраханская обл.) и в бассейне Оки (Нижегородская обл.) эта фенодата отмечается на 2 недели позже. На такой же срок запаздывает размножение у этой перловицы в Покутско-Буковинских Карпатах.

Антонова Л. А. Связь репродуктивных циклов унионид дельты Волги с факторами внешней среды // Размножение и кладки яиц моллюсков. — Л., 1991. — С. 12–30.

Асташкина А. Н. О течении беременности донских перловиц Unionidae в связи с их возрастом // Сб. работ аспирантов Воронеж. ун-та. — 1965. — Вып. 2. — С. 134–142.

Властов Б. В. Порционность яйцекладок, фазы размножения и продолжительность эмбриогенеза при разных температурах у вида перловиц (Unio) // Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии. — М. : Изд-во АН СССР, 1962. — С. 63–83.

Жадин В. И. Фауна СССР. Моллюски семейства Unionidae. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. — 167 с.

Иванчик Г. С. Пресноводные моллюски Украинских Карпат : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Черновцы, 1967. — 22 с.

Иванчик Г. С. Распространение и темп роста унионид в верховье бассейнов рек Днестр, Прут и Сирет // Моллюски и их роль в экосистемах. — Л. : Наука, 1968. — С. 56–57.

Иванчик Г. С. Интенсивность потребления кислорода унионидами в разном возрасте // Вопросы малакологии Сибири. — Томск : Изд-во Том. ун-та, 1969. — С. 19–21.

Иванчик Г. С. Материалы по размножению двустворчатых моллюсков (семейство унионид) в верхнем течении рек Днестр, Прут и Сирет // Фауна Молдавии и ее охрана. — Кишинев : Изд-во Кишинев. ун-та, 1970. — С. 57–59.

Львова А. А., Макарова Г. Е. Исследования репродуктивного цикла // Методы изучения двустворчатых моллюсков. — Л., 1990. — С. 101–120.

Синявичене Д. П. Сроки размножения и состояние гонад в нерестовом периоде перловицы Unio tumidus. — Вильнюс, 1988. — 8 с. — Рукопись деп. в Лит. НИИНТИ 05.08.88, N 2155.

Старобогатов Я. И. Класс двустворчатые моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. — Л.: Гидрометеоиздат, 1977. — С. 123–152.

Житомирский пединститут
(262000 Житомир)

Получено 14.10.95